Le complexe d'espèces du genre *Mus* en Europe Centrale et Orientale

I. Génétique

Par F. Bonhomme, J. Catalan, S. Gerasimov, Ph. Orsini et L. Thaler

Reception du Ms. 12. 8. 1982

Abstract

The complex of species of genus Mus in Central and Oriental Europe. I. Genetic

Mice from Austria, Yugoslavia, Rumania, Bulgaria and Greece are analysed at 40 loci by starch gel electrophoresis. Among the five European biochemical groups of Mice (*Mus* 1, 2, 3, 4A and 4B) only *Mus* 3 is absent from Central and Oriental Europe. *Mus* 1 and *Mus* 2 interact along a narrow hybrid zone running across Bulgaria up to the Black Sea. In spite of the absence of reproductive isolation between *Mus* 1 and *Mus* 2 the genetic distance between these two groups is nearly the same as that between *Mus* 1 and *Mus* 4A on the one hand, and *Mus* 2 and *Mus* 4B on the other.

Although the genetic distance between *Mus* 4A and *Mus* 4B is quite small, these two groups behave as two species since no hybridisation has occured in experimental conditions due to their high level of mutual agressivity. Hybridisations between the other groups have been obtained and show varying degrees of hybrid dysgeneses and particularly cases of male sterility. The mound-building Mouse is identified as *Mus* 4B.

Introduction

L'existence en Europe Centrale et Orientale d'une souris d'extérieur distincte de la souris domestique est reconnue depuis lontemps (Petenyi 1882; Schwarz et Schwarz 1943; Festetics 1961). La démonstration du rang spécifique de cette distinction a été obtenue récemment par les techniques de la génétique biochimique des populations (Bonhomme et al. 1978; Thaler et al. 1981a, 1981b). Ainsi l'on sait maintenant qu'il existe dans le bassin du Danube et les pays avoisinants quatre groupes biochimiques distincts. Au nord de la zone considérée (nord Yougoslavie, Autriche, Hongrie, Roumanie, nord Bulgarie, Ukraine), la semi-espèce orientale de *Mus musculus* qui constitue le groupe biochimique *Mus* 2 *(M. m. musculus)* se trouve en sympatrie avec la souris d'extérieur formant le groupe *Mus* 4B. Au sud de cette zone (sud Yougoslavie, sud Bulgarie, Grèce, Turquie), la souris d'extérieur du groupe *Mus* 4A se trouve en sympatrie avec la souris domestique *Mus* 1 (semi-espèce *M. m. domesticus*).

Cependant, certains problèmes sont restés non-résolus à ce jour, à savoir:

- Les souris d'extérieur présentent une différenciation génetique entre le nord (*Mus* 4B) et le sud (*Mus* 4A) de leur aire de répartition. Quelles sont les relations biosystématiques qui existent entre ces deux ensembles, et partant, quels sont leurs statuts taxinomiques?
- Quels sont les emplacements exacts et la nature des contacts entre *Mus* 1 et 2 d'une part et *Mus* 4A et 4B d'autre part?
- Sur quelles bases écologiques ces souris se répartissent-elles le terrain? Quelles sont les souris bâtisseuses de tumulus?
- Quels sont les critères morphologiques et génétiques qui permettent de les différencier? Nous tentons de répondre à ces questions dans cet article et celui qui lui fait immédiatement suite.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/83/4802-0078 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 48 (1983) 78–85
© 1983 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Matériel et méthode

Les techniques d'électrophorèse employées ici sont maintenant classiques et analogues à celles décrites ailleurs (Selander et al. 1971; Harris et Hopkinson 1972). Nous donnons ci-dessous la liste des systèmes et des tampons employés:

Locus Symbole	N° E.C.	Nom du locus	Organe et Tampon
Adh-1	1.1.1.1.	Alcool deshydrogénase-1	Foie Tris maléate E.D.T.A. pH 6.9
Gdc-1	1.1.1.8.	Glycérol-3-phosphate deshydrogénase	Rein Tris citrate pH 8.0
Sdh-1	1.1.1.14.	Sorbitol deshydrogénase-1	Rein Tris citrate pH 8.0
Ldh-1	1.1.1.27.	Sous-unité A de la Lactate deshydrogénase-1	Rein Tris citrate pH 6.7
Ldh-2	1.1.1.27.	Sous-unité B de la Lactate deshydrogénase-2	Rein Tris citrate pH 6.7
Mor-1	1.1.1.37.	Malate deshydrogénase-1	Rein Tris citrate pH 6.7
Mor-2	1.1.1.37.	Malate deshydrogénase-2	Rein Tris citrate pH 6.7
Mod-1	1.1.1.40.	Malic enzyme-1	Rein Tris citrate pH 8.0
Mod-2	1.1.1.40.	Malic enzyme-2	Rein Tris citrate pH 8.0
Idh-1	1.1.1.42.	Isocitrate deshydrogénase-1	Rein Tris citrate pH 6.7
Idh-2	1.1.1.42.	Isocitrate deshydrogénase-2	Rein Tris citrate pH 6.7
Pgd	1.1.1.44.	Phosphogluconate deshydrogénase	Rein Tris citrate pH 8.0
Gpd-1	1.1.1.47.	Glucose deshydrogénase-1	Rein Lithium hydroxyde pH 8.3
Gpd-x	1.1.1.49.	Glucose-6-phosphate deshydrogénase	Hémolysat Tris maléate E.D.T.A. pH 6.9
Sod-1	1.15.1.1.	Superoxide dismutase-1	Rein Tris citrate pH 8.0
Np-1	2.4.2.1.	Nucléoside phosphorylase-1	Hémolysat Tris glycine citrate pH 8.5
Got-1	2.6.1.1.	Glutamate oxaloacétate transaminase-1	Foie Tris maléate E.D.T.A. pH 6.9
Got-2	2.6.1.1.	Glutamate oxaloacétate transaminase-2	Foie Tris maléate E.D.T.A. pH 6.9
Pk-2	2.7.1.40.	Pyruvate kinase-2	Coeur Tris phosphate magnésium pH 8.2
Ak-1	2.7.4.3.	Adénylate kinase-1	Foie Histidine HCl pH 7.0
Ak-3	2.7.4.3.	Adénylate kinase-3	Foie Histidine HCl pH 7.0
Pgm-1	2.7.5.1.	Phosphoglucomutase-1	Hémolysat Tris citrate pH 6.4
Pgm-2	2.7.5.1.	Phosphoglucomutase-2	Foie Tris maléate E.D.T.A. pH 6.9
	3.1.1.1.	Estérases:	
Es-1		Sérum estérase-1	Sérum Lithium hydroxyde pH 8.3
Es-2		Estérase-2	Rein Lithium hydroxyde pH 8.3
Es-3		Estérase-3	Hémolysat Tris maléate E.D.T.A. pH 6.9

Es-a		Estérase-a	Sérum Lithium hydroxyde pH 8.3
Es-10		Estérase-10	Foie Tris maléate E.D.T.A. pH 6.9
Es-14		Estérase-14	Hémolysat Tris maléate E.D.T.A. pH 6.9
Es-15		Estérase-15	Coeur Lithium hydroxyde pH 8.3
Amy-1	3.2.1.1.	Amylase salivaire	Salive ou Sérum Tris Glycine pH 8.5
Gda-1	3.5.4.3.	Guanine déaminase-1	Hémolysat Tris borate E.D.T.A. pH 8.6
Ada	3.5.4.4.	Adénosine déaminase	Hémolysat Tris citrate pH 6.4
Car-2	4.2.11.	Anhydrase carbonique-2	Hémolysat Tris borate E.D.T.A. pH 8.6
Glo-1	4.4.1.5.	Glyoxalase-1	Hémolysat Tris borate E.D.T.A. pH 8.6
Mpi-1	5.3.1.8.	Mannose phosphate isomérase-1	Rein Lithium hydroxyde pH 8.3
Gpi-1	5.3.1.9.	Glucose phosphate isomérase-1	Hémolysat Tris maléate E.D.T.A. pH 6.9
Hbb		Hémoglobine	Hémolysat Tris maléate E.D.T.A. pH 6.9
Alb-1		Albumine	Sérum Lithium hydroxyde pH 8.3
Trf		Transferrine	Sérum Lithium hydroxyde pH 8.3

Les animaux analysés par ces techniques proviennent des localités suivantes:

Mus 1	Pomorié (Burgas)	Bulgarie	5 individus
	Langadas (Thessaloniki)	Grèce	13 individus
Mus 2	Eisenstadt	Autriche	7 individus
	Ile Braïla	Roumanie	7 individus
	Verbitza (Pleven)	Bulgarie	9 individus
	G^{al} Toshevo (Tolbuhin)	Bulgarie	12 individus
	Ljubljana	Yougoslavie	8 individus
Mus 4A	Langadas (Thessaloniki)	Grèce	13 individus
	Plovdiv	Bulgarie	4 individus
	Orizare (Burgas)	Bulgarie	4 individus
	Karnobat	Bulgarie	4 individus
Mus 4B	Mönchhof (Burgenland)	Autriche	19 individus
	Ile Braïla	Roumanie	5 individus
	Plateau Kaptchuka (Pleven)	Bulgarie	2 individus
	Kranevo (Varna)	Bulgarie	5 individus

Les animaux de Grèce et de Roumanie ont déjà fait l'objet de publications séparées (Bonhomme et al. 1978; Thaler et al. 1981a).

Résultats

Caractérisation biochimique et distances génétiques

Dans le Tableau 1 nous donnons les variations alléliques observées à 40 locus protéiques pour les six populations suivantes: *Mus* 1 Pomorié, *Mus* 2 G^{al} Toshevo, *Mus* 4A Orizare, Langadas, *Mus* 4B Kranevo, Braïla.

Dans le Tableau 2 nous donnons les valeurs prises, pour les quatre populations de Bulgarie considérées plus haut uniquement, par l'indice:

$$Axy = n - \sum_j (\sum_i x_{ij}\, y_{ij}) \quad \text{(Autem et Bonhomme 1980)}$$

(avec n = nombre de locus considérés et x_{ij} = fréquence du i^{ème} allèle au j^{ème} locus) qui illustre la divergence biochimique entre les quatre groupes pris deux à deux.

Tableau 1

Fréquences alléliques aux quarante locus analysés

Les allèles sont désignés par une lettre en caractère droit quand ils ont déjà été définis officiellement. Sinon ils sont désignés par un nombre en caractères droits qui indique leur mobilité électrophorétique par rapport à l'allèle le plus fréquent chez *M. m. domesticus* dont la mobilité est fixée arbitrairement à 100. Les fréquences sont indiquées par des nombres en italiques : 1 désignant un allèle fixé et les nombres à deux chiffres indiquant un pourcentage

	Mus 1 Pomorié	*Mus 2 A* Gal. Toshevo	*Mus 4 A* Orizare	*Mus 4 A* Langadas	*Mus 4 B* Kranevo	*Mus 4 B* Braila
Mor-2	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*
Mor-1	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*
Idh-2	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*
Gpd-x	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*
Got-2	b *1*	b *1*	b *1*	b *1*	b *1*	b *1*
Ldh-1	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*
Pgm-2	a *80* b *20*	a *67* b *33*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*
Mod-1	a *90* 110 *10*	a *54* 110 *46*	a *1*	a *1*	a *1*	a *80* 110 *20*
Ldh-2	r *1*	r *1*	r *1*	r *1*	r *1*	r *1*
Gpi-1	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*
Sod-1	a *1*	a *04* b *96*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*
Alb-1	a *1*	a	c *1*	c *1*	a *1*	a *1*
Es-10	a *60* 60 *40*	a *08* 60 *92*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*
Sdh-1	a *50* 110 *50*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*
Got-1	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*
Gdc-1	b *1*	b *1*	b *1*	b *1*	b *1*	b *1*
Idh-1	a *1*	b *1*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*
Es-a	100 *1*	100 *1*	100 *1*	100 *1*	100 *1*	100 *1*
Pgd	b *1*	b *1*	b *1*	b *1*	b *1*	b *1*
Es-3	a *50* b *50*	a *08* b *92*	70 *1*	70 *1*	a *20* 105 *80*	105 *50* a *50*
Ada	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*
Es-15	100 *10* 90 *90*	100 *96* 90 *04*	110 *1*	110 *1*	110 *50* 115 *50*	115 *40* 110 *60*
Es-2	a *45* b *55*	b *04* c *96*	107 *1*	107 *1*	107 *1*	107 *90* b *10*
Es-1	b *1*	a *1*	b *1*	b *1*	b *1*	b *1*
Np-1	a *1*	a *35* 90 *50* 70 *15*	a *50* 110 *50*	a *1*	a *1*	a *1*
Amy-1	a *90* b *10*	a *1*	a *1*	a *1*	a *90* b *10*	a *1*
Gda-1	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*
Mpi-1	b *1*	a *71* b *29*	80 *1*	80 *1*	80 *1*	80 *1*
Pk-2	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*
Gpd-1	a *70* b *30*	b *04* 95 *96*	95 *17* 90 *83*	95 *65* 90 *35*	95 *1*	95 *1*
Car-2	100 *1*	100 *1*	80 *1*	80 *1*	80 *1*	80 *1*
Adh-1	a *80* b *20*	a *33* b *67*	b *1*	b *1*	b *1*	b *1*
Es-14	r *1*	r *1*	r *1*	r *1*	r *1*	r *1*
Ak-1	100 *1*	100 *1*	100 *1*	100 *1*	100 *1*	100 *1*
Trf	b *1*	b *1*	b *1*	b *1*	b *1*	b *1*
Glo-2	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*
Hbb	d *54* s *46*	d *20* s *80*	d *1*	d *1*	d *60* s *40*	d *1*
Mod-2	b *1*	a *40* b *60*	b *1*	b *1*	b *1*	b *1*
Ak-3	100 *1*	100 *1*	80 *1*	80 *1*	80 *1*	80 *1*
Pgm-1	a *40* b *60*	a *14* b *86*	b *1*	b *1*	b *1*	b *1*

Tableau 2

Distances génétiques (Axy et Axy/n) et degré d'hétérozygotie (Hx et nHx) entre populations

A = Axy nombre moyen de locus parmi les 40 analysés pour lesquels diffèrent deux génomes tirés au hazard dans l'un et l'autre des deux groupes considérés; B = Axy/n = coefficient précédent/nombre de locus analysés; *C* = Hx = coefficient d'hétérozygotie classique; *D* = nHx = coefficient précédent multiplié par le nombre de locus analysés

	Mus 1 Pomorié	*Mus* 2A G^{al} Toshevo	*Mus* 4A Orizare	*Mus* 4B Kranevo
Mus 4A Pomorié	A = 9.97 B = .25	A = 12.87 B = .32	A = 4.33 B = .11	*C = 1.48* *D = .037*
Mus 4A G^{al} Toshevo	A = 11.46 B = .29	A = 15.00 B = .37	*C = 1.78* *D = .044*	
Mus 2A Orizare	A = 11.66 B = .29	*C = 4.04* *D = .10*		
Mus 1 Kranevo	*C = 4.55* *D = .11*			

En figure 1 nous donnons le dendrogramme qui en résulte.

L'on peut remarquer que la divergence s'etablit à un niveau relativement élevé entre les groupes sympatriques (environ 12 locus différents pour 40 étudiés), mais la distance *Mus* 4A/4B est bien inférieure à celle observée pour *Mus* 1/*Mus* 2. Cette différence se résume principalement à la présence de deux allèles distinctifs aux locus *Es-3* et *Alb-1*. Ceci est constant quelles que soient les populations considérées, et nous avons trouvé une distance génétique nulle entre les quatre populations étudiées de *Mus* 4A d'une part et les quatre populations de *Mus* 4B d'autre part (résultats non présentés dans leur intégralité).

Rapports biosystématiques

Près de la Mer Noire, les différents groupes biochimiques viennent au contact l'un de l'autre près de l'endroit où les Balkans (Stara Planina) rencontrent la côte. La position des zones de contact entre *Mus* 1 et *Mus* 2 d'une part et *Mus* 4A et 4B d'autre part est discutée par Orsini et al. dans l'article suivant.

Le contact entre *Mus* 1 et *Mus* 2 est connu le longue date (Zimmermann 1949; Ursin 1952; Selander et al. 1969; Hunt et Selander 1973) pour les parties plus septentrionales de l'Europe comme étant une zone étroite d'hybridation oú a lieu l'introgression de certains allèles d'un groupe dans l'autre et réciproquement. La Bulgarie ne fait pas exception, et dans les deux populations prises comme exemple, l'on peut voir les effets de cette introgression: ainsi, *Mus* 1 Pomorié possède l'allèle *Mod-1*^{110} provenant de *Mus* 2, et *Mus* 2 G^{al} Toshevo, quoiqu'étant à plus de 50 km de la zone de contact présente l'allèle *Mpi-1*^{b} provenant de *Mus* 1. *Mus* 1 et *Mus* 2 ont donc une interaction biosystématique du type semi-spécifique.

Quant à la nature du contact entre *Mus* 4A et 4B, sa connaissance est nécessaire à la détermination de leurs statuts taxinomiques réciproques et à la compréhension de leur évolution. Trois cas peuvent se présenter à priori:

– 1° Existence d'une variation progressive entre la Roumanie et la Grèce par exemple, et partant, d'un cline de fréquence pour les quelques allèles distinctifs des deux groupes. L'interaction serait alors de type subspécifique.

- 2° Existence d'une zone d'hybridation étroite marquant le contact secondaire entre deux ensembles déjà différenciés. L'interaction serait alors de type semi-spécifique (au sens de Hunt et Selander 1973).
- 3° Pas d'échanges génétiques du tout. Les deux ensembles ne possèdent plus la faculté de s'hybrider et interagissent alors comme deux espèces parapatriques.

Les résultats de la présente étude montrent que la première hypothèse peut être exclue. Les deux populations de *Mus* 4A et *Mus* 4B les plus proches que nous ayons étudiées (Orizare et Kranevo respectivement), situées sur la côte de la Mer Noire au sud et au nord de la Stara Planina sont distantes simplement de 80 km et ne montrent aucun signe d'introgression réciproque. Par ailleurs, elles sont biochimiquement totalement identiques à celles de Grèce et Roumanie respectivement.

Une étude détaillée de populations intermédiaires permettrait seule de trancher entre les deux dernières hypothèses. Néanmoins, nous expliquons dans le paragraphe suivant pourquoi nous penchons plutôt en faveur de la dernière d'entre elles.

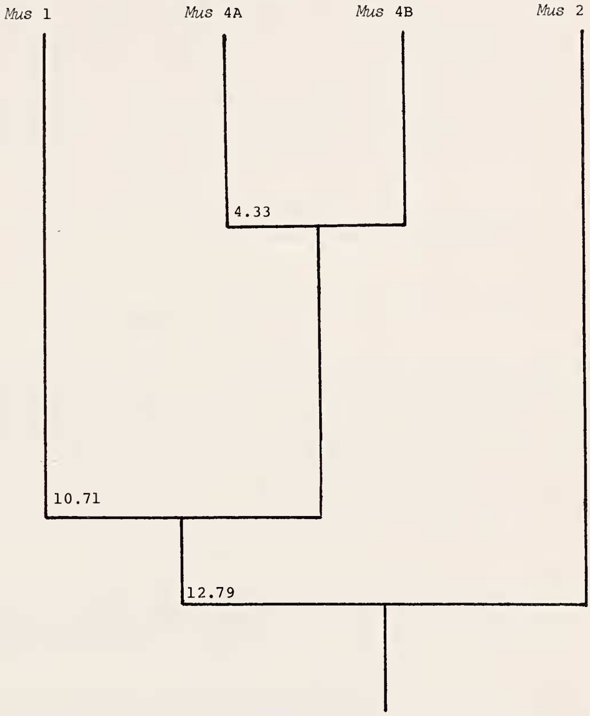

Fig. 1. Dendrogramme montrant les degrés de parenté génétique, établi à partir des coefficients Axy

Hybridations inter-groupes au laboratoire

Mus 1/*Mus* 2: Dans les conditions du laboratoire, les groupes *Mus* 1 et *Mus* 2 se croisent sans difficulté et la fertilité des hybrides est excellente. Il faut noter cependant que Forejt et collaborateurs (Forejt et Ivanyi 1975) ont mis en évidence que certaines populations sauvages de *Mus* 2 ségrégeaient pour des facteurs génétiques au locus *Hst-1* tels que certaines combinaisons hybrides avec certaines souches de laboratoire (rattachées à *Mus* 1) rendent les mâles stériles.

Mus 1/*Mus* 4A: Nous avons obtenu sans difficulté des hybrides F_1 dans des croisements ♂ *Mus* 4A × ♀ C57B16 (souche rattachée à *Mus* 1). Tous les jeunes issus de ces croisements se sont révélés être parfaitement viables, avec cependant un déficit de mâles à la naissance très significatif (7/30). Toutes les femelles hybrides se sont avérées pleinement fertiles avec des tailles de portée normales (5,5 jeunes part portée en moyenne) et tous les mâles hybrides étaient stériles et porteurs de testicules atrophiés. Dans les croisements-retour ♀ F_1 (♂ *Mus* 4A × ♀ C57B16) × ♂ C57B16 de première génération (CR_1), le sexe ratio et la taille des portées se sont avérés normaux. La fertilité des mâles CR_1 est restaurée dans 28 % des cas (7/25). Les mâles CR_1 stériles présentaient tous des testicules de taille comprise entre 4 mm et 6 mm, et les mâles CR_1 fertiles avaient tous des testicules compris entre 6 mm et 9 mm. Si cette stérilité mâles est dûe à des facteurs génétiques indépendants,

d'après nos résultats le nombre de ces derniers doit être compris entre 1 (50 % des ♂ CR_1 seraient alors fertiles) et 2 (25 % des ♂ CR_1 seulement verraient alors leur fertilité restaurée).

Mus 4B/*Mus* 1: Nous possédons des résultats moins complets pour les croisements ♂ *Mus* 4B × ♀ C57B16. Nous avons observé une seule mise bas dans un croisement de ce type. La femelle est morte en mettant bas quatre jeunes dont deux mort-nés. Les deux survivants étaient des femelles qui ont atteint une taille inhabituellement grande et sont restées apparemment stériles.

Mus 4A/*Mus* 4B: Nous avons tenté dans les conditions du laboratoire 8 croisements ♂ *Mus* 4A × ♀ *Mus* 4B et 9 croisements ♂ *Mus* 4B × ♀ *Mus* 4A. L'agressivité entre les deux groupes étant très forte, nous avons abservé la mort du partenaire *Mus* 4B dans environ 70 % des cas. L'inverse ne s'est jamais produit. Après neuf mois de cohabitation, nous n'avons pour le moment abtenu aucune descendance.

Tout ceci nous laisse à penser que l'isolement reproducteur entre *Mus* 4A et *Mus* 4B est très fort, sinon total, et que les bases en sont probablement génétiques et comportementales, ce dernier facteur pouvant être prédominant. Il faut noter (voir Orsini et al. pages suivantes) que les *Mus* 4B possèdent un comportement très particulier: la construction de tumulus dont l'heritabilité est très forte.

Conclusion

Les interactions biosystématiques des quatre groupes sont résumées dans le tableau 3 qu'il est intéressant de comparer au dendrogramme des distances génétiques (fig. 1). On peut noter que degré de spéciation et degré de différentiation génétique ne vont pas forcément de pair puisque par exemple *Mus* 4A et *Mus* 4B très proches génétiquement sont déjà deux espèces tandis que *Mus* 1 et *Mus* 2, très éloignées génétiquement appartiennent encore à la même espèce.

Tableau 3

Résumé des interactions biosystématiques entre les quatre groupes de Souris d'Europe centrale et orientale

	Mus 1	*Mus* 2	*Mus* 4A
Mus 2	Parapatriques avec zone d'hybridation étroite		
Mus 4A	Sympatriques	Sympatriques par l'intermédiaire de *Mus* 1 (et directement dans une petite zone).	
Mus 4B	Sympatriques par l'intermédiaire de *Mus* 2	Sympatriques	Allopatriques (parapatriques dans une petite zone ?)

Résumé

Des souris provenant d'Autriche, Yougoslavie, Roumanie, Bulgarie, Grèce on été analysées par électrophorèse à 40 locus. Parmi les cinq groupes précédemment définis en Europe (*Mus* 1, 2, 3, 4A et 4B) seul *Mus* 3 est absent de cette région. *Mus* 1 et *Mus* 2 sont reliés par une zone d'hybridation étroite qui aboutit à la Mer Noire à travers la Bulgarie. Malgré l'absence d'isolement reproducteur entre *Mus* 1 et *Mus* 2 la distance génétique de ces deux groupes entre eux est du même ordre que leur distance génétique par rapport à *Mus* 4A, espèce sympatrique de *Mus* 1, et à *Mus* 4B, espèce sympatrique de *Mus* 2. Bien que la distance génétique entre *Mus* 4A et *Mus* 4B soit très faible, ces deux groupes se

comportent comme deux expèces qu'il est impossible d'hybrider expérimentalement en raison de leur agressivité mutuelle. Les autres hybridations inter-groupes peuvent être obtenues et révèlent des dysgénèses hybrides, notamment des stérilités mâles. La souris de tumulus est identifiée à *Mus* 4B.

Zusammenfassung

Der Artenkomplex der Gattung Mus in Mittel- und Ost-Europa. I. Genetik

Durch Elektrophorese wurden bei Hausmäusen aus Österreich, Jugoslawien, Rumänien, Bulgarien und Griechenland 40 Loci analysiert. Von den für Europa früher definierten fünf Gruppen (1, 2, 3, 4A und 4B) fehlt nur *Mus* 3. Zwischen den Gruppen 1 und 2 besteht eine schmale Hybridisierungszone, die durch Bulgarien bis zum Schwarzen Meer reicht. Obwohl die Hausmäuse der Gruppen 1 und 2 gegeneinander nicht reproduktiv isoliert sind, ist ihre genetische Distanz ähnlich groß wie die zu 4A, die mit Gruppe 1 sympatrisch ist, sowie 4B, die unvermischt neben Gruppe 2 vorkommt. Dagegen sind die Gruppen 4A und 4B genetisch recht ähnlich. Trotzdem sind es wahrscheinlich bereits verschiedene Arten, da Kreuzungen aufgrund ihrer hohen Aggressivität nicht gelangen. Andere Kreuzungsversuche zwischen den Gruppen waren zwar erfolgreich, ergaben aber Sterilität der Hybrid-Männchen. Die Hügel bauenden Hausmäuse werden mit der Gruppe 4B identifiziert.

Bibliographie

AUTEM, M.; BONHOMME, F. (1980): Eléments de Systématique Biochimique chez les Mugilidés de Méditerranée. Biochemical Systematics and Ecology **8**, 305–308.

BONHOMME, F.; BRITTON-DAVIDIAN, J.; THALER L.; TRIANTAPHYLLIDIS, C. (1978): Sur l'existence en Europe de quatre groupes de souris (genre *Mus* L.) du rang espèce et semi-espèce, démontré par la génétique biochimique. C. R. Acad. Sc. Paris **287**, Sér. D: 631–633.

FESTETICS, A. (1961): Ährenmaushügel in Österreich. Z. Säugetierkunde **26**, 1–14.

FOREJT, J.; IVANYI, P. (1975): Genetic studies on male sterility of hybrids between laboratory and wild mice (*Mus musculus* L.). Genet. Res. **24**, 189–206.

HARRIS, H.; HOPKINSON, D. A. (1972): Average heterozygosity per locus in man: an estimate based on the incidence of enzyme polymorphisms. Ann. Hum. Genet. London **36**, 9–20.

HUNT, W. G.; SELANDER, R. K. (1973): Biochemical genetics of hybridation in European house mice. Heredity **31**, 11–33.

PETENYI, S. J. (1882): *Mus spicilegus* Termeszetrajzi Füzetek Budapest Hongrie, 114 p.

SCHWARZ, E.; SCHWARZ, H. K. (1943): The wild and commensal stocks of the house mouse, *Mus musculus*. J. Mammalogy **24**, 59–72.

SELANDER, R. K.; HUNT, W. G.; YANG, S. Y. (1969): Protein polymorphism and genic heterozygosity in two European subspecies of the house mouse *(Mus musculus)*. Evolution **23**, 379–390.

SELANDER, R. K.; SMITH, M. H.; YANG, S. H.; JOHNSON, W. E.; GENTRY, J. B. (1971): Biochemical Polymorphism and Systematics in the Genus *Peromyscus*. Studies in Genetics. Univ. Texas Publ. **7103**, 49–90.

THALER, L.; BONHOMME, F.; BRITTON-DAVIDIAN, J.; HAMAR, M. (1981a): The House mouse complex of species: Sympatric occurrence of biochemical groups *Mus* 2 and *Mus* 4 in Rumania. Z. Säugetierkunde **46**, 169–173.

THALER, L.; BONHOMME, F.; BRITTON-DAVIDIAN, J. (1981b): Processes of speciation and semi-speciation in the house mouse. Symp. Zool. Soc. Lond. **47**, 27–41.

URSIN, E. (1952): Occurrence of voles, mice and rats *(Muridae)* in Denmark with a note on a zone of intergradation between two subspecies of the house mouse (*Mus musculus* L.) Vid. Medd. Danske Natuhist. Foren. **114**, 217–244.

Adresses des Auteurs: F. BONHOMME, J. CATALAN, PH. ORSINI et L. THALER, Institut des Sciences de l'Evolution, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Place E. Bataillon, F-34060 Montpellier, France; S. GERASIMOV, Institut de Zoologie, Sofia, Bulgarie